SUR LE DÉTERMINISME DE LA FORME DE FEUILLES DE DICOTYLÉDONES

B. JEUNE

JEUNE, B. — 18.09.1978. Sur le déterminisme de la forme de feuilles de Dicotylédones, *Adansonia*, ser. 2, 18 (1) : 83-94. Paris. ISSN 0001-804X.

RÉSUMÉ : La forme pennée est assurée par un allongement de la base de la jeune ébauche associé à l'activité de deux centres générateurs de lobes latéraux. Le développement basipète est une conséquence de la position sub-basale de ces centres.

Que le limbe soit étroitement divisé ou non provient de la séparation plus ou moins complète des zones à mitoses périclines (d'élargissement) et des zones à mitoses anticlines (d'allongement). Quand ces zones coïncident totalement, les divisions paraissent orientées aléatoirement et la feuille adulte est entière; dans ce cas, seule la nervation pennée rappelle l'existence des centres générateurs en l'absence d'expérimentation.

La brochidodromie des nervures latérales est provoquée par une dominance apicale du sommet de l'ébauche pendant l'initiation de leur procambium. L'expérimentation permet de l'annuler.

ABSTRACT: The pinnate shape is ensured by an elongation of the base of the young leaf associated with the activity of two generative centers in the lateral lobes. The basipetal development is due to the subasal location of these centers.

The fact that the lamina should be, either closely divided or not is due to the more or less complete separation of the zones of periclinal divisions (of widening) and the zones of anticlinal divisions (of lenghtening). When these zones totally coincide the divisions seem to be orientated in a random manner and the adult leaf is entire; in this case only the pinnate venation stands to establish the existence of generative centers without experimentation.

The brochidodromous lateral veins are due to an apex dominance of the top of the young leaf during the initiation of its procambium. This can be eliminated by experimentation.

Bernard Jeune, Équipe de Morphologie végétale, Université Pierre & Marie Curie, 7, quai St-Bernard, 75005 Paris, France.

Le présent article veut être l'exposé d'une hypothèse, d'un schéma concernant le développement de certaines feuilles de dicotylédones. Pourquoi un travail de plus dans un domaine où ils sont déjà particulièrement nombreux?

Parce que, presque tous, variantes d'un schéma devenu classique, acceptent plusieurs concepts, à notre avis en contradiction avec certaines données actuelles. Le schéma classique, dont la première expression complète et détaillée fut formulée par LIGNIER (1887) est le suivant : les feuilles s'accroissent par un méristème, d'abord terminal, puis marginal, et enfin intercalaire. La version la plus répandue de cette théorie est celle d'AVERY (1933) reprise notamment par FOSTER (1936) et HARA (1957). Grâce aux

Source : MNHN, Paris

modalités de fonctionnement, supposées très variées, du méristème marginal responsable de l'élargissement du limbe, toutes les formes foliaires peuvent être expliquées. FUCHS (1966) reconnaît qu'après une période de mérèse succède une différenciation cellulaire progressant du sommet vers la base de l'ébauche.

En fait, ce schéma classique ne résiste pas à l'analyse :

1) FUCHS (1968) et MAKSYMOWYCH (1973) fournissent des figures de coupes transversales où sont relevées toutes les mitoses observées sur plusieurs feuilles. La limite entre méristèmes marginal et intercalaire (qui fonctionnent simultanément) apparaît alors purement subjective. Ces auteurs admettent d'ailleurs que le méristème marginal se bornerait à édifier les différents feuillets cellulaires du limbe, l'extension de celui-ci étant entièrement due au méristème intercalaire.

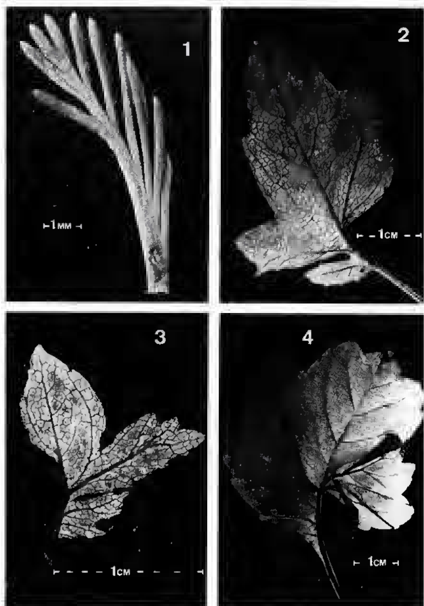
2) DULIEU, BUGNON & TURLIER (1966 à 1969) prouvent par l'observation de chimères chlorophylliennes qu'il n'existe ni méristème apical, ni méristème marginal responsable des filiations cellulaires dans le plan transversal de la feuille, mais au contraire, existence de files cellulaires longitudinales s'allongeant grâce à un méristème frontal, aux divisions non plus transverses mais obliques. Les analyses du méristème marginal (toujours sur coupes transversales) seraient donc incorrectes.

3) STEWART & DERMEN (1975), par l'étude de chimères chlorophylliennes également, prouvent de façon indiscutable que la croissance du limbe est entièrement due à un méristème intercalaire, la disposition des plages dépourvues de chlorophylle sur une feuille adulte, étant entièrement aléatoire. En outre, ils remarquent que l'axe polaire des premières divisions du limbe est, semble-t-il, orienté parallèlement aux nervures latérales. Ces résultats confirment ceux de FUCHS (1966), THOMASSON (1970), ainsi que les nôtres (JEUNE, 1972), obtenus par observations des relevés de mitoses et qui concluent à l'absence apparente de méristème apical ou marginal.

4) Le schéma classique ne rend aucun compte des relations pouvant exister entre le mésophylle et la nervation : la forme du limbe provient du fonctionnement du méristème marginal; la disposition des nervures provient de facteurs historiques qu'une étude typologique permettra de connaître. Seuls quelques auteurs, dont PRANTL (1883) ont suggéré que la croissance doit suivre, pour l'essentiel, la direction des nervures.

Ces contradictions constatées, il apparaît que l'on doit tenir compte d'un résultat typologique qui fait presque l'unanimité depuis A. P. DE CANDOLLE (1827), c'est-à-dire que la plupart des feuilles simples (et possédant plusieurs nervures) peuvent être conçues comme une somme d'éléments, chacun d'eux masqué par leur synthèse en une feuille unique (articles foliaires de SCHNELL (1965), métamères de CUSSET (1970), etc.). La forme de la feuille serait, par conséquent, la résultante des corrélations de croissance entre ces éléments qui, apparaissant dans un ordre déterminé, n'ont pas le même âge et entretiendraient peut-être des relations non symétriques influant sur leur développement et leur forme.

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — **1**, feuille adulte de **Myriophyllum** développée après suppression par microchirurgie d'un centre générateur des lobes; **2-4**, feuilles anormales de Acer **pseudoplatanus** L.

Source : MNHN, Paris

L'expérimentation microchirurgicale a permis á NEVILLE (1964), puis á SACHS (1969) et á nous-même (JEUNE, 1972), de mettre en évidence ces relations. Ceci est à rapprocher de l'opinion d'auteurs aussi différents qu'ASAMA (1962) et CROIZAT-CHALEY (1973) pour qui les formes et leur évolution ne sont que les conséquences des lois de croissance.

Voyons maintenant le schéma que nous proposons pour décrire le développement de feuilles de dicotylédones. Nous nous limiterons ici aux feuilles simples, penninerves et à développement basipéte. Nous nous intéresserons seulement à la forme du limbe et á la disposition des nervures principales de certaines feuilles choisies : *Myriophyllum aquaticum* (Vell.) Verdc., *Hottonia palustris* L., *Paulownia tomentosa* Baill., *Capsicum annuum* L. (Pl. 2). Il n'est pas possible, en effet, de tenter une étude de tous les types de feuilles. Cet article n'est, par conséquent, que l'exposé d'un résultat provisoire qui devra nécessairement être modifié et complété par des études ultérieures sur d'autres matériels.

La méthode utilisée ne comportera pas la description minutieuse du déroulement de la croissance de chacune des feuilles, en suivant scrupuleusement l'ordre chronologique comme il est habituel, mais l'exposition des mécanismes impliqués dans cette croissance, pendant la mérése, et classés selon qu'ils agissent au niveau individuel, spécifique ou général. Leur exposé sera accompagné des éléments qui nous ont permis de les considérer comme fortement probables. Enfin, nous fournirons quelques exemples de feuilles anormales observées dans la nature et dont les formes s'expliquent fort bien grâce au schéma proposé.

MÉCANISMES GÉNÉRAUX

Il s'agit des processus permettant à des feuilles appartenant á des espéces très différentes et de formes diverses de posséder néanmoins une certaine ressemblance : feuilles entières, penninerves á développement basipéte. Nous en avons distingué deux étroitement liés :

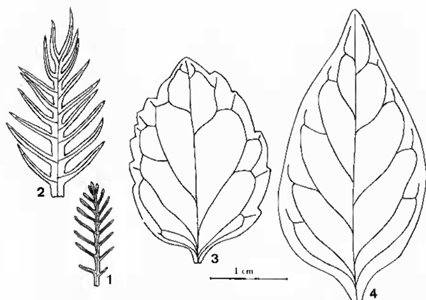
Allongement basal du rachis accompagné du fonctionnement de deux centres générateurs (au sens de PLANTEFOL, 1946-1947), près de la base, initiant en ordre basipète deux files de lobes latéraux (chacun possédant une nervure, d'ordre 2 par rapport á la nervure médiane de la feuille qui, elle, est d'ordre 1). L'allongement constant de la base du rachis associé à l'apparition rythmique des lobes détermine la fixité du lieu de fonctionnement de ces centres générateurs. Le pressentiment de l'existence de ces centres est fourni par le rythme constant d'initiation des lobes à un emplacement fixe de la base[1].

1. Les lobes sont formés pendant la phase d'allongement exponentiel de l'ébauche. S'ils sont formés à un rythme constant, la relation entre leur nombre (n) et la longueur de l'ébauche (L) sera logarithmique ($n = a + b \text{ Log L}$). La régression logarithmique entre n et L fournit les coefficients de corrélation suivants :

Pour 19 rameaux de *Myriophyllum* : $0{,}927 > r > 0{,}995$ (JEUNE 1976*b*)
Pour 20 rameaux de *Hottonia* : $0{,}916 > r > 0{,}993$
Pour 4 lots de *Paulownia* : $0.873 > r > 0{,}975$

Les lobes sont formés à une distance fixe de la base pour chaque feuille. Cette distance diffère pour des feuilles de vigueur différente.

Source : MNHN, Paris



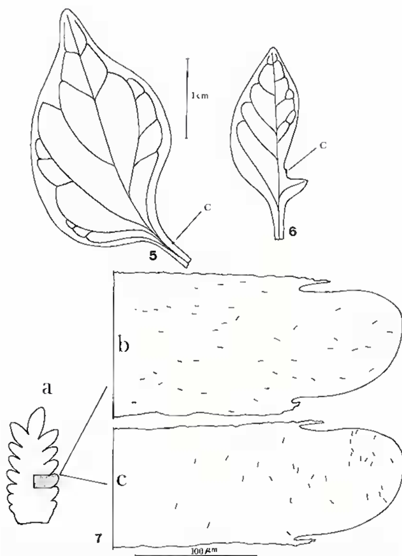
Pl. 2. — Feuilles simples, penninerves : feuille pinnatiséquée à nervation craspédodrome : **1, Myriophyllum aquaticum** (Vell.) Verdc.; **2, Hottonia palustris** L. — Feuille simple, penninerve, à nervation brochidodrome : **3,** feuille juvénile dentée de **Paulownia tomentosa** Baill.; **4,** feuille entière de **Capsicum annuum** L. (seules les nervures principales des feuilles 3 et 4 sont figurées).

La preuve, indirecte, de leur existence est fournie par la suppression microchirurgicale de l'un d'eux (Pl. 1, *1*). Chez *Capsicum,* plante à feuilles entières, les lobes ne sont pas discernables normalement mais parfois après expérimentation microchirurgicale (Pl. 3, *6*) ce qui assure l'homologie entre les nervures d'ordre 2 des quatre plantes étudiées. Par extrapolation nous supposerons donc que le fonctionnement des centres générateurs chez *Capsicum,* masqué par la fusion presque totale des lobes en une feuille entière, peut être soupçonné par l'existence de la nervation pennée à formation basipète. Une blessure marginale sur de jeunes ébauches de *Capsicum,* au lieu présumé du centre générateur, diminuant de ce même côté le nombre des nervures d'ordre 2 de la feuille adulte appuie d'ailleurs cette hypothèse (Pl. 3, *5*).

MÉCANISMES SPÉCIFIQUES

Si les quatre feuilles étudiées appartiennent à un même modèle, elles n'en sont pas moins très différentes d'aspect : pinnatiséquées chez *Myriophyllum* et *Hottonia,* dentées chez *Paulownia,* entières chez *Capsicum* (Pl. 2). Leur nervation est également variable : craspédodrome (Pl. 2, *1, 2*)

Source : MNHN, Paris



Pl. 3. — **Capsicum annuum L.** : **5**, une incision latérale au lieu présumé d'un centre générateur d'une jeune ébauche (L = 500 μm) entraîne la diminution du nombre de nervure d'ordre 2 du même côté (*C* = cicatrice de l'opération); **6**, une incision latérale près de la base du limbe d'une jeune ébauche (**L** = 300 μm) a permis au dernier lobe formé (sous la cicatrice *C*) d'échapper à la dominance apicale et de s'individualiser autour d'une nervure craspedodrome. — **7**, ébauche foliaire d'**Hottonia** : **a**, longue de 800 μm; en grisé, zone représentée en *b* et *c*; sur ces deux dernières figures sont cumulées les divisions (représentées par leur plaque métaphasique) observées dans cette zone, après coloration par la méthode de Feulgen de 6 ébauches différentes; **b**, mitoses anticlines; **c**, mitoses périclines; on observe bien que les fréquences de chaque type de mitoses sont différentes dans le lobe et dans le rachis sous-jacent. Le test χ^2 fournit d'ailleurs une valeur supérieure à χ^2 0,99 (χ^2 obs. = 9,34); ceci confirme que l'inégale distribution n'est pas due au hasard (au risque 1 %).

Source : MNHN, Paris

ou brochidodrome (Pl. 2, *3*, *4*). Au schéma de base décrit plus haut se superposent donc des mécanismes différentiels orientant la croissance dans un sens ou un autre. Nous en avons repéré 2 : l'un responsable de la brochidodromie, l'autre de la palmure du limbe.

LA PALMURE

Que la palmure soit plus ou moins développée, il n'est pas nécessaire de faire intervenir un méristème marginal; l'observation de l'orientation et de la disposition des mitoses sur feuilles entières est suffisante pour en être certain.

Pour *Myriophyllum* les mitoses anticlines et périclines[1] s'observent presque exclusivement dans des zones différentes (JEUNE, 1975). En conséquence, les mitoses ayant une orientation anticline formeront le rachis, les mitoses périclines des segments très étroits, les lobes de la feuille, lesquels sont en section transversale quasiment circulaires.

Pour *Hottonia* les mitoses périclines et anticlines sont distribuées dans tout le limbe, mais pas avec une même fréquence. Il est très facile de reconnaître une forte proportion de mitoses périclines dans certaines zones et anticlines dans d'autres (Pl. 3, *7*). La feuille adulte est donc également pinnatiséquée mais en section, lobe et rachis sont nettement aplatis.

Pour *Paulownia* l'analyse de zones où la probabilité d'observer une fréquence plus élevée de certaines catégories de mitoses est déjà beaucoup plus difficile (Pl. 4, *8*). Ainsi, la feuille est simplement une lame, dentée sur ses bords.

Pour *Capsicum* le caractère apparemment aléatoire des mitoses[2] ne permet pas à d'éventuels lobes de s'exprimer, ne serait-ce que sous forme de dents sur le bord du limbe comme chez *Paulownia*.

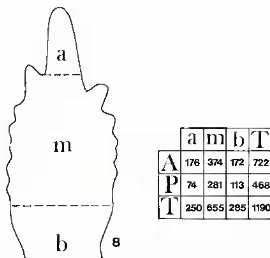
LA BROCHIDODROMIE

Le relâchement des liens entre l'orientation et la position des mitoses chez *Paulownia* et *Capsicum* rendra possible une action dominante de l'élément le plus ancien de la feuille (son sommet) sur les plus jeunes. On constate, en effet, une relation assez étroite entre l'orientation des mitoses et celle des nervures d'ordre 2. C'est évident pour *Myriophyllum* et *Hottonia;* pour *Paulownia*, on constate une fréquence élevée de mitoses dont l'orientation est voisine de celle des nervures d'ordre 2 (JEUNE, 1972); résultat conforme aux observations de STEWART & DERMEN (1975) sur d'autres espèces. Nous admettrons donc le fait pour *Capsicum.* Or, pour

1. Termes employés en référence à l'orientation des cloisonnements vis-à-vis de la marge de l'ébauche.

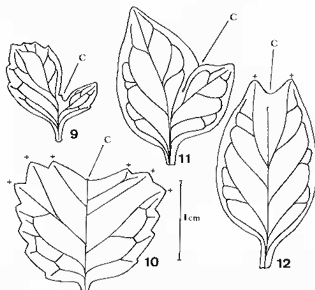
2. Les mitoses semblent orientées aléatoirement car on les observe à un instant fixé. Si on pouvait observer la somme des divisions produites pendant la croissance de la feuille, sans doute, leurs orientations pourraient être comprises et expliquées.

Source : MNHN, Paris



	a	m	b	T
A	176	374	172	722
P	74	281	113	468
T	250	655	285	1190

Pl. 4. — **8,** ébauche foliaire de **Paulownia** (**L** = 800 μm) divisée en trois régions : apicale (*a*) comprenant le lobe terminal, médiane (*m*) région du développement des lobes et basale (*b*). Il faut additionner les fréquences des mitoses anticlines (A) et périclines (**P**) de 40 ébauches de longueur comprise entre 75 et 1150 μm (sur le tableau) pour obtenir un χ^2 supérieur à χ^2 0,99 (χ^2 obs. = 13,43), c'est-à-dire pour vérifier (au risque 1 %) que l'élargissement est naturellement plus élevé (plus de mitoses périclines) dans la zone médiane où se forment les lobes latéraux. La répartition des mitoses semble aléatoire pour chaque feuille considérée isolément.



Pl. 5. — **9-10,** feuilles adultes de **Paulownia; 11-12,** feuilles adultes de **Capsicum;** chaque fois, le sommet a été sectionné à un stade jeune. Les feuilles des fig. 9 et 11 opérées alors que leur longueur était voisine de 100 μm sont dédoublées; les feuilles des fig. 10 et 12 opérées plus tard (150 < L < 250 μm) présentent des nervures craspédodromes (repérées par des croix) preuve de la levée de la dominance apicale (*C*, cicatrice de l'opération).

Source : MNHN, Paris

de jeunes ébauches de *Paulownia* et *Capsicum*, au moment de la formation du procambium des nervures d'ordre 2, on constate un excès de mitoses d'allongement. Si mitoses et nervures sont liées, ceci doit se traduire par un infléchissement des nervures vers le sommet de l'ébauche, et c'est bien ce que l'on observe avec la brochidodromie (Pl. 2, *3*, *4*). Pour vérifier cette hypothèse, il suffit de supprimer cette dominance apicale. C'est ce que nous avons réalisé en sectionnant à un stade favorable le sommet de jeunes ébauches obtenant des feuilles dédoublées ou craspédodromes (Pl. 5 et Jeune, 1972). Notons que la dominance est plus forte chez *Capsicum* puisque, feuilles dédoublées mises à part, la craspédodromie est beaucoup plus limitée que chez *Paulownia*.

MÉCANISMES INDIVIDUELS

Le développement de chaque feuille est unique et il est impossible d'en rencontrer deux identiques. Nous avons constaté qu'une augmentation de vigueur se traduit par :

1) une accélération de l'allongement du rachis provoquant l'éloignement des centres générateurs de la base foliaire (*Myriophyllum*, *Paulownia*);

2) une accélération du rythme d'initiation des lobes latéraux qui sont donc plus nombreux à âge égal.

Ces deux phénomènes prennent de vitesse en quelque sorte l'extension de la différenciation cellulaire qui progresse depuis le sommet de la feuille, ce qui fournit des formes assez différentes pour des feuilles de même longueur mais de vigueur inégale; les unes ont une mérèse encore active, les autres doivent leur accroissement essentiellement à l'auxèse qui a pris le relai d'une mérèse amoindrie (Pl. 6, *13*, *14*). Les feuilles adultes seront, par la suite, plus grandes et pourvues de plus de lobes pour les feuilles plus vigoureuses (Pl. 6, *15*).

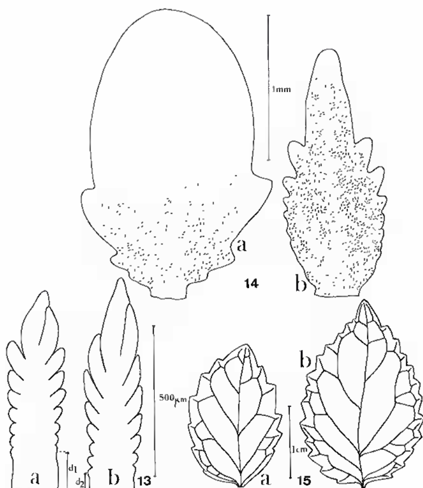
INTERPRÉTATIONS DE FORMES ANORMALES DE FEUILLES D'ÉRABLE (*Acer pseudoplatanus* L.)

Cet arbre possède des feuilles palmatilobées et non pennées comme pour les plantes précédentes. Chaque lobe, denté à nervation pennée, est séparé des voisins par un large sinus. Ces lobes apparaissent en ordre basipète; nous pouvons supposer qu'ils sont issus de centres générateurs fonctionnant chacun deux fois, sans allongement intercalaire notable entre les lobes formés, d'où la forme digitée.

Nous avons observé certains cas tératologiques qui s'accordent bien avec cette hypothèse :

Pl. 1, *2* : cette feuille possède une moitié droite normale, digitée et une moitié gauche pennée, comme après croissance intercalaire entre élé-

Source : MNHN, Paris



Pl. 6. — **13**, ébauches de **Myriophyllum** de longueurs voisines; **a** est plus jeune que **b** car son lobe terminal est plus court; elle est aussi plus vigoureuse d'où un allongement plus important du rachis ($d1 > d2$) et un rythme plus élevé de fonctionnement des centres générateurs (plus de lobes pour un stade plus jeune); **14**, contours et mitoses (repérées par leur plaque métaphasique) de deux ébauches de **Paulownia** de longueurs voisines et colorées par la méthode de Feulgen; la feuille a moins vigoureuse est plus largement différenciée et moins pourvue de lobes que b sont l'allongement et l'activité des centres générateurs s'opèrent à un rythme plus rapide; **15**, feuilles juvéniles adultes de **Paulownia** placées à deux nœuds successifs sur la tige; leurs formes et dimensions différentes sont l'illustration des différences de rythme d'allongement et d'activité des centres générateurs de lobes pendant la croissance par mérése.

Source : MNHN, Paris

ments issus du centre générateur gauche, placé bas, dans la zone d'allongement du pétiole.

Pl. 1, *3* : cette feuille opposée à la précédente présente aussi une moitié pennée, mais l'autre est dépourvue de lobes comme si le centre générateur gauche n'avait pas fonctionné.

Pl. 1, *4* : la moitié droite de la feuille est plissée, la gauche est pennée, mais pourvue de plus de nervures d'ordre 2 qu'il n'est habituel. Elle est semblable à la feuille 2, mais avec des centres générateurs ayant fonctionné plus de deux fois chacun.

Il ne s'agit, bien sûr, que de trois exemples isolés, et notre schéma ne prétend pas tout expliquer[1]. Mais, posons la question : le schéma classique (méristème apical, marginal, intercalaire) explique-t-il mieux ces quelques exemples?

Bibliographie

Asama, K., 1962. — Evolution of Shansi flora and the origin of simple leaf, *Sci. Rep Tohoku Univ.*, ser. 2, 5 : 247-273.

Avery, G. S., 1933. — Structure and development of the tobacco leaf, *Amer. J. Bot.* 20 : 565-590.

Candolle, A. P. de, 1827. — *Organographie végétale*, Paris, 2 vol.

Croizat-Chaley, L., 1973. — En torno al concepto de hoja, *Biblio., Acad. Ciencias Fis. Mat. y Nat.* 12 : 1-196.

Cusset, G., 1970. — Remarques sur des feuilles de dicotylédones, *Boissiera* 16 : 1-210.

Dulieu, H. & Bugnon, F., 1966. — Chimères chlorophylliennes mériclines et ontogénie foliaire chez le tabac (Nicotiana tabacum L.), *C. R. Acad. Sc. Paris*, ser. D, 263 : 1714-1717.

Dulieu, H., 1968. — Emploi des chimères chlorophylliennes pour l'étude de l'ontogénie foliaire, *Bull. Soc. Bourgogne* 25 : 1-60.

Dulieu, H., Turlier, M. F. & Bugnon, F., 1969. — Rapports entre les directions fondamentales de croissance dans l'ébauche et la nervation foliaire, *C. R. Acad. Sc. Paris*, ser. D, 268 : 48-50.

Foster, A., 1936. — Leaf differenciation in angiosperms, *Bot. Rev.* 2 : 349-372.

Fuchs, C., 1966. — Observation sur l'extension en largeur du limbe de Lupinus albus L., *C. R. Acad. Sc. Paris*, ser. D, 263 : 1212-1215.

Fuchs, C., 1968. — Localisation des divisions dans le méristeme marginal des feuilles de Lupinus albus L., Tropæolum peregrinum L., Limonium sinuatum (L.) Mill. et Nemophila maculata Benth., *C. R. Acad. Sc. Paris*, ser. D, 267 : 722-725.

Hara, N., 1957. — On the types of the marginal growth in dicotyledonous leaves, *Bot. Mag. Tokyo* 70 : 110-114.

Jeune, B., 1972. — Observations et expérimentations sur les feuilles juvéniles du Paulownia tomentosa H. Bn., *Bull. Soc. Bot. France* 119 : 215-230.

Jeune, B., 1975. — Croissance des feuilles aériennes de Myriophyllum brasiliense Camb., *Adansonia*, ser. 2, 15 (2) : 257-271.

Jeune, B., 1976 a. — Expérimentation microchirurgicale sur la feuille de Myriophyllum brasiliense Camb., *Adansonia*, ser. 2, 16 (1) : 107-117.

1. Mais ces feuilles mi-pennées, mi-palmées prouvent l'extrême similitude de ces types de nervation et justifient l'application de notre schéma aux feuilles palmatilobées à développement basipète.

Source : MNHN, Paris

Jeune, B., 1976 b. — Fonctionnement des centres générateurs intra-foliaires du Myriophyllum aquaticum (vell.) Verd. (= M. brasiliense Camb.), *Adansonia*, ser. 2, 16 (4) : 493-507.

Lignier, O., 1887. — Recherches sur l'anatomie comparée des Calycanthées, des Mélastomacées et des Myrtacées, *Arch. Bot. Nord de la France* 3 : 1-455.

Masymowych, R., 1973. — *Analysis of leaf development*, 1 vol., 223 p., Cambridge.

Neville, P., 1964. — Corrélations morphogenes entre les différentes parties de la feuille de Gleditsia triacanthos L., *Ann. Sc. Nat. Bot.*, ser. 12, 5 : 785-798.

Plantefol, L., 1946-1947. — Fondements d'une théorie phyllotaxique nouvelle : la théorie des hélices foliaires multiples, *Ann. Sc. Nat. Bot.* 7 : 153-229 et 8 : 1-71.

Prantl, K., 1883. — Studien über wachsthum, verzweigung und nervatur der laubblätter. insbesondere der dicotylen., *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 1 : 280-288.

Sachs, T., 1969. — Regeneration experiments on the determination of the form of leaves, *Israël J. Bot.* 18 : 21-30.

Schnell, R., 1965. — La feuille, unité morphologique ou organe complexe, *Cah. études biol. Lyon* 13-15 : 157-170.

Stewart, R. N. & Dermen, H., 1975. — Flexibility in ontogeny as shown by the contribution on the shoot apical layers to leaves of periclinal chimeras, *Amer. J. Bot.* 62 (9) : 935-947.

Thomasson, M., 1970. — Quelques observations sur la répartition des zones de croissance de la feuille du Jasminum nudiflorum Lindl., *Candollea* 25 (2) : 297-340.

Source : MNHN, Paris